О ФАКТОРАХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ СТРУКТУРУ И ФУНКЦИЮ СОСУДОВ МАЛОГО КРУГА КРОВООБРАЩЕНИЯ У РЯДА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Ю. П. Антипчук

(Институт зоологии АН УССР)

Крупнейшим ароморфозом в эволюции позвоночных был переход к легочному дыханию. Утрата жаберного дыхания вызвала перестройку сосудистой системы. В дополнение к существовавшему ранее большому кругу кровообращения возник малый круг кровообращения, который совершенствовался у позвоночных по мере снижения роли кожного дыхания. Однако вопросы структурных и функциональных особенностей малого круга кровообращения у наземных позвоночных в эволюционном аспекте изучены недостаточно. Несмотря на то, что у всех наземных позвоночных легкие выполняют сходную функцию, строение сосудов малого круга кровообращения чрезвычайно разнообразно, и этому явлению нет объяснения. Что же касается функциональных особенностей сосудов малого круга кровообращения у позвоночных, то до сравнительно недавнего времени они были мало изучены ввиду анатомических особенностей расположения сосудов легких и трудностей доступа к ним. За последние десятилетия, благодаря успехам электроники и внедрению в практику исследований метода катетеризации полостей сердца и крупных сосудов, были созданы благоприятные условия для изучения легочного кровообращения. За это время наши представления о функции малого круга кровообращения у человека и ряда лабораторных животных значительно расширились, но они все же недостаточны по отношению к позвоночным различных систематических групп.

На протяжении многих лет мы вели исследования, в которых пытались выяснить, какие факторы наряду с наследственной основой в процессе эволюции определяют наблюдаемое у млекопитающих разнообразие в строении сосудов легких. Выяснение этих вопросов осложняется тем обстоятельством, что эволюционный путь развития ряда млекопитающих претерпел существенные изменения в результате их одомашнивания. Поэтому изучение изменений доместикационного порядка у млекопитающих приобретает особый интерес и практическое значение.

На наш взгляд, было бы неправильным ограничить эти исследования классом млекопитающих, не попытавшись проследить особенности строения и функции сосудов легких у их ближайших предков— пресмыкающихся. Изучение сосудов малого круга кровообращения у пресмыкающихся весьма важно для понимания вопросов эволюции сосудистой системы у млекопитающих, поскольку, по современным представлениям, происхождение млекопитающих полифилитично — от разных групп терапсидных пресмыкающихся (Simpson, 1959).

Таким образом, не претендуя на полный охват фактического материала по сравнительной морфологии и физиологии сосудов малого круга кровообращения у млекопитающих и их ближайших предков —

пресмыкающихся, мы попытаемся на основании литературных данных и собственных наблюдений представить современное состояние этого вопроса, а также пролить свет на некоторые факторы, определяющие особенности строения сосудов легких у этих позвоночных в процессе их эволюции.

Наши наблюдения проведены на 104 пресмыкающихся, которые относились к 51 виду и к 4 отрядам — черепахи, клювоголовые, чешуйчатые и крокодилы, а также на 379 млекопитающих, относящихся к 84 видам и к 13 отрядам — сумчатые, насекомоядные, рукокрылые, приматы, неполнозубые, зайцеобразные, грызуны, китообразные, хищные, хоботные, сиреновые, непарнопалые и парнопалые.

Казалось бы, что различие в строении сосудов легких проще всего объясняется у пресмыкающихся. Известно, что у всех существующих ныне отрядов пресмыкающихся, за исключением крокодилов, сердце трехкамерное; в нем происходит смешивание артериальной и венозной крови (Prakash, 1952; Foxon и др., 1953; Foxon, 1955; Girgis, 1960, 1961, 1964; Khalil, Zaki, 1964). Следовательно, структурную дифференциацию стенок сосудов можно объяснить составом циркулирующей в них крови (Foxon и др., 1953). Однако имеются сведения, что в трехкамерном сердце пресмыкающихся потоки крови не смешиваются (White, 1955, 1956, 1959; Steggerda, Essex, 1957; March, 1961; Johnson, 1965).

Наши наблюдения говорят о том, что у черепах, ящериц и змей существуют анатомические предпосылки для разделения потоков крови в сердце (Антипчук, 1966а). Так, в желудочке сердца у этих пресмыкающихся имеются две неполные перегородки. Одна из них, трабекулярная, поднимается со дна желудочка сердца навстречу межпредсердной перегородке, но не доходит до нее на расстояние, соответствующее длине створки левого предсердно-желудочкового клапана. Другая, собственно межжелудочковая перегородка, расположена между устьем легочной артерии и левой дугой аорты. Важной анатомической особенностью трабекулярной перегородки является то, что при отклонении книзу предсердно-желудочковых клапанов сердца (что происходит при сокращении предсердий) их створки прилегают к ней с двух сторон и могут изолировать потоки артериальной и венозной крови, поступающие из предсердий. Правый предсердно-желудочковый клапан при опускании образует желобок, направляющий венозную кровь за межжелудочковую перегородку в полость «правого» желудочка сердца. Поскольку свободный край межжелудочковой перегородки расположен в непосредственной близости от боковой стенки желудочка сердца, можно предположить, что при сокращении желудочка его полости изолируются.

Однако представленная на основании анатомических особенностей строения схема работы трехкамерного сердца пресмыкающихся требовала функциональных доказательств. Рассматривая электрокардиограммы пресмыкающихся, можно заметить, что зубец P на них двухфазный или двойной. Как показала многоканальная запись, двухфазный зубец P регистрируется у одного и того же животного не во всех отведениях. Это, возможно, и явилось причиной того, что ряд исследователей не наблюдал его у пресмыкающихся (Wilber, 1962; Даниленко, 1963; Kaplan, Schwarts, 1963; Jayasinghe, и др., 1963). Подобная форма зубца P говорит о несинхронном сокращении предсердий у пресмыкающихся.

Возникает вопрос, какое из предсердий сокращается раньше? По отношению к пресмыкающимся таких данных нет. Кривые кровяного

давления, записанные нами синхронно из полостей правого и левого предсердий, показали, что у степной и болотной черепах подъем давления в правом предсердии наступал на 0,06—0,32 сек. раньше, а у серого варана — на 0,02—0,04 сек. раньше, чем в левом предсердии. Таким образом, у пресмыкающихся правое предсердие начинает сокращаться раньше левого.

Кривые кровяного давления, записанные нами синхронно из дуг аорты и легочной артерии, позволили пролить свет на функцию желудочка сердца у пресмыкающихся. Оказалось, что подъем давления в легочной артерии наступал у степной и болотной черепах на 0,06—0,08, а у серого варана — на 0,06 сек. раньше и оканчивался на 0,1 сек. позже, нежели в дугах аорты. Подобные временные соотношения были получены нами и при регистрации уровней кровяного давления у степной черепахи в полостях «правого» и «левого» желудочков сердца. Таким образом, у пресмыкающихся «правый» желудочек сердца начинает сокращаться раньше и его сокращение длится дольше, чем «левого» желудочка. Более раннее сокращение венозной части сердца пресмыкающихся по сравнению с артериальной также может служить предпосылкой для разделения потоков крови.

Для проверки наших предположений мы исследовали электрофотометрическим методом насыщение крови кислородом в правой и левой дугах аорты, а также в левом предсердии и в левой дуге аорты у черепах, ящериц и змей (Антипчук, 1966а). Нами установлено, что при одновременном взятии проб крови из дуг аорты или же из полости левого предсердия и левой дуги аорты насыщение крови кислородом было одинаковым. Отклонения в показаниях у черепах не превышали 0,6, у ящериц — 0,5, а у змей — 0,2% при точности показателей прибора ±2%. Неодновременное взятие проб крови давало разницу в показаниях до 5%, что объясняется изменениями насыщения крови кислородом в связи с фазами дыхательных циклов.

Теперь в свете полученных данных мы можем представить себе работу трехкамерного сердца пресмыкающихся следующим образом. Сокращение предсердий у них начинается с сокращения правого предсердия. Правый предсердно-желудочковый клапан опускается и прилегает к трабекулярной перегородке. Створка клапана образует желобок, ограниченный боковыми стенками желудочка сердца, а сверху — полулунными клапанами дуг аорты, которые захлопнуты во время диастолы желудочка. По этому своеобразному каналу венозная кровь беспрепятственно поступает в полость «правого» желудочка сердца. С началом сокращения левого предсердия левый предсердно-желудочковый клапан опускается, его створка прилегает к трабекулярной перегородке и ограничивает поступление артериальной крови из левой в правую часть «левого» желудочка сердца.

Далее следует сокращение «правого» желудочка сердца, которое начинается раньше, чем «левого». Свободный край межжелудочковой перегородки контактирует с боковой стенкой желудочка сердца и полость «правого» желудочка сердца изолируется от полости «левого». Во время систолы «правого» желудочка венозная кровь поступает в легочную артерию, а артериальная кровь, приподнимая предсердно-желудочковые клапаны (что происходит при систоле желудочка сердца), проходит под ними и над трабекулярной перегородкой в правую часть «левого» желудочка сердца и выбрасывается в дуги аорты.

Поскольку сокращение «правого» желудочка сердца оканчивается на 0,1 сек. позже, чем «левого», межжелудочковая перегородка надежно разобщает полости желудочков сердца и потоки крови.

Результаты этих опытов свидетельствуют о том, что структурную дифференциацию сосудов легких у пресмыкающихся нельзя объяснить различным составом протекающей по ним крови, так как смешивания крови в желудочке сердца не происходит.

В дальнейшем мы провели сравнительно-анатомическое сопоставление гистоструктур стенок сосудов легких у пресмыкающихся и млекопитающих с целью установить, не зависит ли строение сосудов от систематического положения этих позвоночных.

Эти исследования показали, что у пресмыкающихся и млекопитающих существует ряд общих черт в стрении сосудов легких. Так, ствол легочной артерии и его главные ветви представлены у них сосудами эластического типа строения и лишь у крокодилов ствол легочной артерии можно отнести к сосудам мышечно-эластического типа. По мере разветвления сосудов в легком становится более разнообразной их структура. У черепах мелкие ветви легочной артерии представлены сосудами эластического и мышечно-эластического типа строения. У ящериц они имеют мышечный и эластический тип строения, а у змей — эластический и мышечно-эластический. У представителя отряда клювоголовых — гаттерии — артерии легких мышечно-эластического и эластического типа, а у крокодилов — мышечного и мышечно-эластического типа строения. У низших зверей, или сумчатых, артерии легких представлены сосудами эластического типа строения. У насекомоядных и рукокрылых — сосуды системы легочной артерии эластического типа. У приматов средние и мелкие ветви легочной артерии представлены сосудами эластического типа строения. Однако встречаются виды, у которых средние ветви легочной артерии мышечно-эластического, а мелкие — мышечного типа строения. У неполнозубых мелкие артерии легочной паренхимы построены по мышечному типу. У зайцеобразных и грызунов встречаются виды, имеющие сосуды системы легочной артерии эластического типа, и виды, у которых они мышечного типа. У некоторых китообразных артерии легких по мере разветвления приобретают мышечно-эластический тип строения, а затем — мышечный. Однако у других представителей этого отряда легочные артерии эластического типа строения. У хищных артерии легких эластического типа, причем степень развития эластических элементов в стенках сосудов в пределах отряда различна. Довольно редко у них бывают сосуды легких мышечного и мышечно-эластического типов строения. У хоботных легочные артерии эластического типа, а у сиреновых по мере разветвления артерий наблюдается постепенный переход от эластического типа строения к мышечному. У непарнопалых артерии легких эластического типа, причем степень развития средней оболочки сосудов различна. У парнопалых сосуды легких эластического либо мышечного типа с многообразными переходами от одного типа строения к другому. У ряда представителей отрядов насекомоядных, рукокрылых и грызунов стенки легочных вен содержат поперечнополосатую мускулатуру, являющуюся непосредственным продолжением в венах мускулатуры левого предсердия. У прочих представителей исследованных нами отрядов средняя оболочка легочных вен состоит из гладкой мускулатуры.

Таким образом, на основании наших исследований гистологического строения сосудов легких у пресмыкающихся и млекопитающих можно сказать, что сосуды легких у этих позвоночных построены различно в пределах одного и того же отряда. Анализ литературных данных о строении сосудов легких у представителей отрядов сумчатых, рукокрылых, насекомоядных, зайцеобразных, грызунов, китообразных,

хищных, непарнопалых и парнопалых также свидетельствует об этом (Кузнецова, 1938; Rubarth, 1940; Olcott и др., 1946; Blaisdell, 1950; Hirsch, 1957; Heidenreich, 1960; Гребенская, 1960, 1964, 1966; Renzoni, 1960; Scratcherd, Wright, 1961; Бердонгаров, 1961, 1966; Best, Heath, 1961; Mclaughlin и др., 1961; Alexander, Jensen, 1963; Иванова, 1963; Klavins, 1963; Alexander, 1965; Jonas, Zook, 1965; Tashjian и др., 1965; Forabosco, 1965; Rosati, 1965; Ottowicz, 1965; Ковалевский, 1966).

Следовательно, морфологические особенности строения стенок сосудов легких у пресмыкающихся и млекопитающих не зависят от систематического положения этих позвоночных, поскольку в пределах отрядов, семейств, родов и даже у отдельных представителей сосуды легких построены различно.

При изучении сосудов легких мы обратили внимание, что строение стенок сосудов зависит от степени физической активности пресмыкающихся и млекопитающих (Антипчук, 1965, 1966б). Приведем ряд примеров. У степной и болотной черепах сосуды легких построены различно. Артерии легких у болотной черепахи тонкостенные, с большим просветом, с тонкой мышечной оболочкой и хорошо развитыми эластическими элементами принадлежат к эластическому типу строения, а у степной черепахи — к мышечно-эластическому. У ящериц — сцинкового геккона и каспийского голопалого геккона — также наблюдалось различие в строении сосудов легких. У сцинкового геккона артерии легких имеют небольшой просвет, толстую стенку и принадлежат к сосудам мышечного типа, а у каспийского голопалого геккона — к сосудам эластического типа с тонкой стенкой и большим просветом. У обыкновенного ужа артерии легких тонкостенные с большим просветом, хорошо развитыми эластическими и относительно слабо развитыми мышечными элементами, а у представителей семейства гадюковых, наоборот, стенки артерий легких имеют больше мышечных и меньше эластических элементов (рис. 1, 2). У зайцеобразных наблюдается большое разнообразие в строении сосудов легких. Так, у домашнего кролика артерии легких мышечного типа с очень толстой мышечной оболочкой и малым просветом, у дикого кролика — мышечного и эластического типов, а у зайца-русака — эластического типа с очень тонкой стенкой, богатой эластическими элементами, и с большим просветом (рис. 3, 4). У представителей отряда хищных, семейства собачьих, артерии легких эластического типа, однако эластические элементы в стенке сосудов лучше всего выражены у волка, а у остальных представителей этого семейства лучше, чем у полосатой гиены (рис. 5, 6, 7). Из представителей семейства кошачьих лишь у домашней кошки и других мелких кошачьих в легких изредка встречаются артерии мышечного типа строения, а у крупных представителей этого семейства артерии легких эластического типа с тонкой стенкой и большим просветом. У непарнопалых артерии легких эластического типа. Однако у зебры Чапмана и лошади Пржевальского артерии легких относительно более тонкостенные, с бо́льшим просветом, нежели у шотландского пони, рабочей лошади и осла. У представителей отряда парнопалых, семейства свиных, артерии легких эластического типа. У домашней свиньи они с относительно небольшим просветом, а у дикой свиньи артерии имеют значительно бо́льший просвет и лучше развитые эластические мембраны. У представителей семейства верблюдовых артерии легких также эластического типа, однако у двугорбого верблюда средняя и наружная оболочки артерий толще, нежели у ламы и гуанако. Артерии легких у двугорбого верблюда имеют относительно небольшой просвет по сравнению с сосудами ламы и гуанако. У пред-



Рис. 1. Артерия легких второго порядка обыкновенного ужа.
Окраска гематоксилин-эозином (микрофото, об. 20, ок. 12,5).

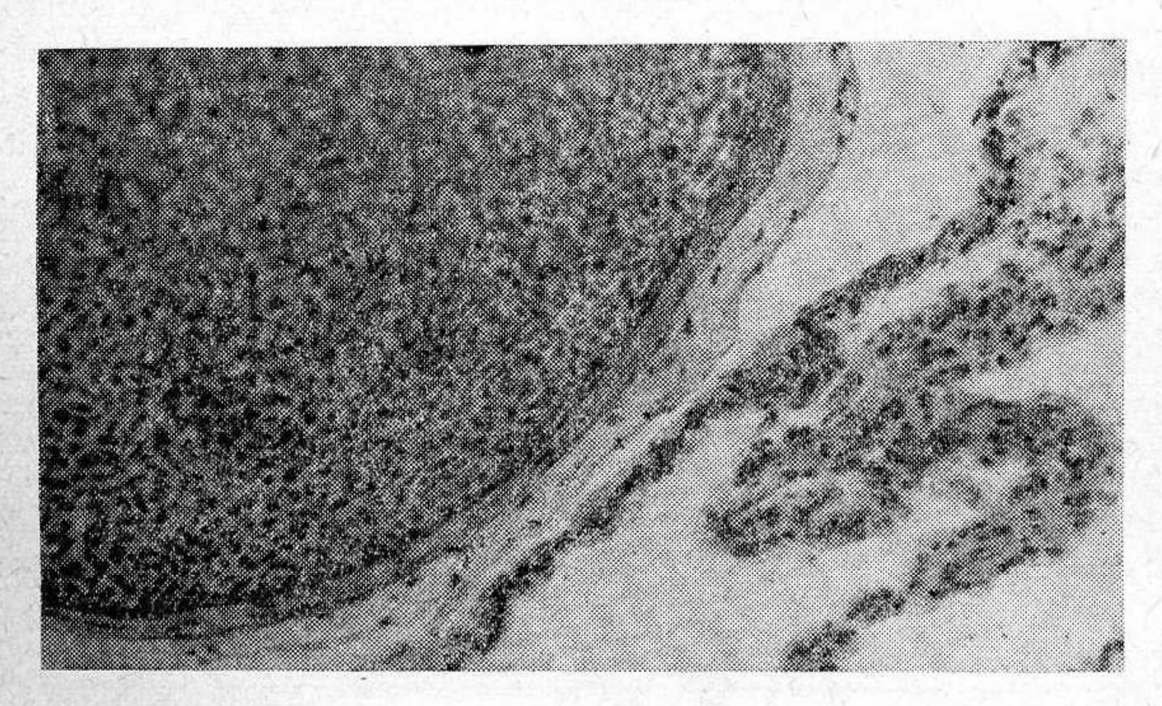


Рис. 2. Артерия легких второго порядка гюрзы.
Окраска гематоксилин-эозином (микрофото, об. 20, ок. 12,5).



Рис. 3. Сосуды легких зайца-русака.
Окраска орсеином (микрофото, об. 6, ок. 12,5).

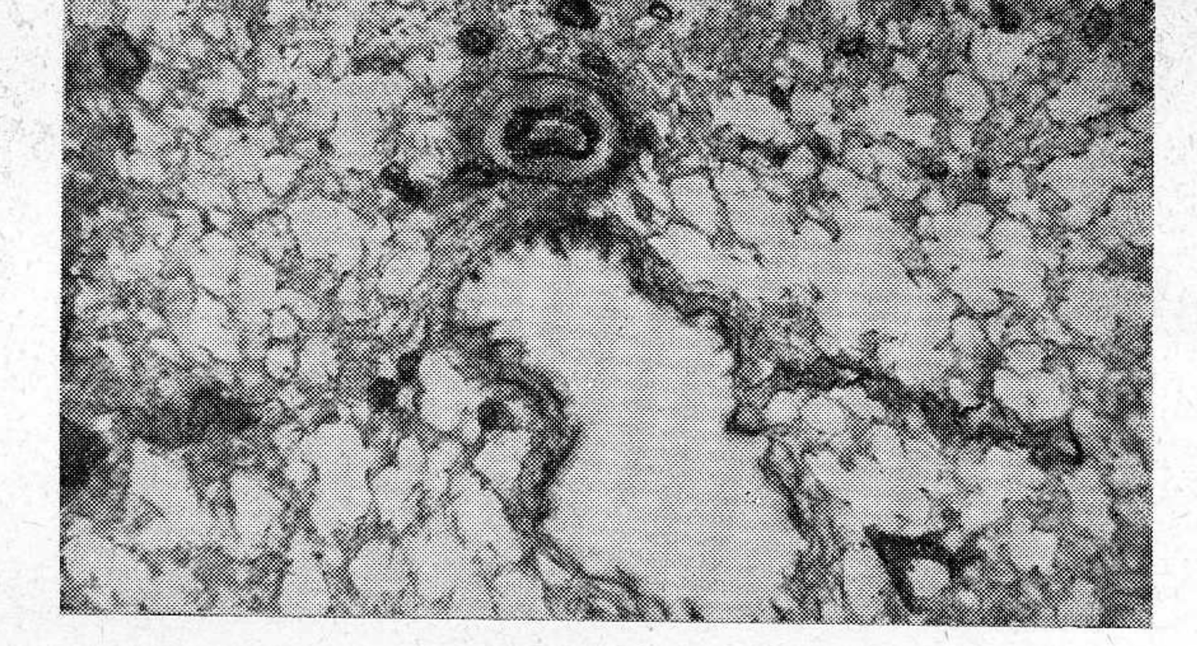


Рис. 4. Сосуды легких домашнего кролика.
Окраска орсеином (микрофото, об. 6, ок. 12,5).

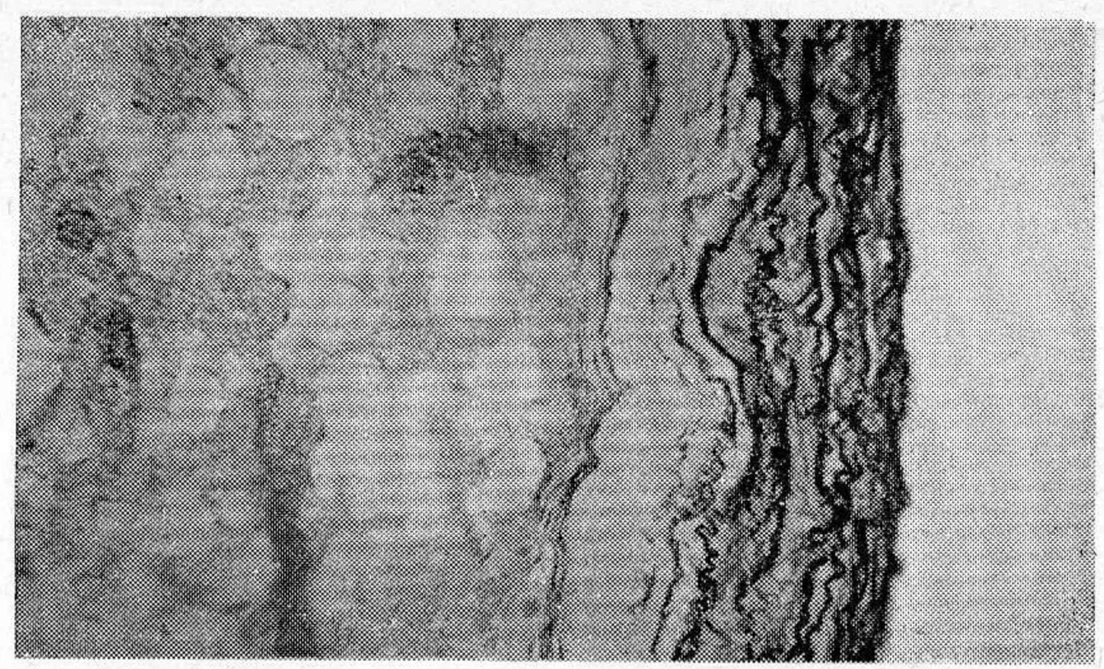


Рис. 5. Стенка долевой ветви легочной артерии волка.
Окраска орсеином (микрофото, об. 10, ок. 12,5).

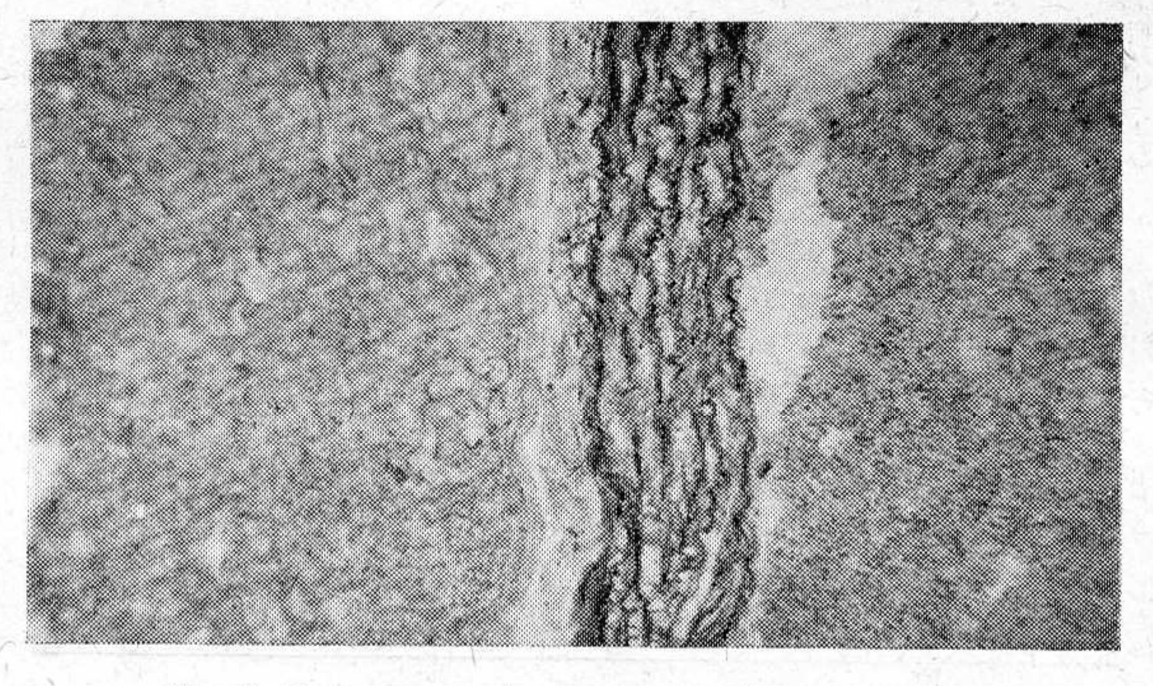


Рис. 6. Стенка долевой ветви легочной артерии собаки.
Окраска орсеином (микрофото, об. 10, ок. 12,5).

ставителей семейства оленьих и полорогих (родов антилоп, козлов, баранов и бизонов) легочные артерии эластического типа (рис. 8). Лишь у крупных представителей семейства оленьих и у антилоп среди мелких артерий легких встречаются сосуды мышечно-эластического типа, но это сосуды с относительно тонкой стенкой и большим просветом. У представителей рода бык мелкие ветви легочной артерии представлены в основном сосудами мышечного типа строения с малым просветом и очень толстой средней оболочкой, в которой насчитывается до 10—16 слоев гладкой мускулатуры (рис. 9).

Приведенные примеры говорят о том, что у более активных животных, ведущих более подвижный образ жизни, артерии легких имеют бо́льший просвет, более тонкую стенку, состоящую из большого числа эластических и меньшего количества мышечных элементов по сравнению с менее подвижными животными.

Эти примеры свидетельствуют также о том, что на формирование структурных особенностей артерий малого круга кровообращения у ряда млекопитающих большое влияние оказал процесс доместикации, поскольку одомашнивание млекопитающих в ряде случаев сопровождалось ограничением их физической активности.

Наши исследования показали, что пресмыкающиеся и млекопитающие, ведущие более подвижный образ жизни, отличаются от менее активных животных рядом показателей легочного кровообращения. Так, у болотных черепах зарегистрированы бо́льшие величины минутного объема сердца на 1 *кг* веса и меньшее общее сопротивление сосудов малого круга кровообращения, чем у степных черепах. За исключением, пожалуй, болотных черепах, у исследованных нами пресмыкающихся — ящериц и змей, ведущих более подвижный образ жизни, уровни кровяного давления в легочной артерии и «правом» желудочке сердца ниже, чем у менее подвижных животных.

У исследованных нами представителей отрядов зайцеобразных, хищных (собачьих, кошачьих), непарнопалых (однопалых) и парнопалых (свиных, оленьих, козлов и баранов), ведущих более активный образ жизни, уровни кровяного давления в малом круге кровообращения, зачастую, ниже у диких форм, нежели у одомашненных. Минутный объем сердца на 1 *кг* веса у зайца-русака и дикого кролика больше, чем у домашнего кролика; у зебры Чапмана больше, чем у осла; у дикой свиньи больше, чем у домашней, а у косули больше, чем у домашней козы и овцы. Рассчитанное нами в динах общее сопротивление сосудов малого круга кровообращения у домашнего кролика выше, чем у дикого кролика и зайца-русака; у осла выше, чем у зебры Чапмана; у домашней свиньи выше, чем у дикой свиньи, а у косули, домашней козы и овцы практически одинаковое. Таким образом, более активным особям присущ более высокий минутный объем сердца на 1 *кг* веса, зачастую, более низкие уровни кровяного давления в правом желудочке сердца и легочной артерии, а также более низкое общее сосудистое сопротивление малого круга кровообращения.

Многочисленные литературные данные свидетельствуют также о том, что на строение сосудов легких оказывает влияние пребывание млекопитающих на больших высотах. Так, у крупного рогатого скота при пребывании в высокогорных местностях наблюдалось утолщение мышечной оболочки легочных артерий и вен (Grover, Reevs, 1962; Alexander, Jensen, 1963; Vogel и др., 1963; Alexander, 1965).

Что же обусловливает изменения в строении сосудов малого круга кровообращения у млекопитающих при пребывании их на больших высотах?

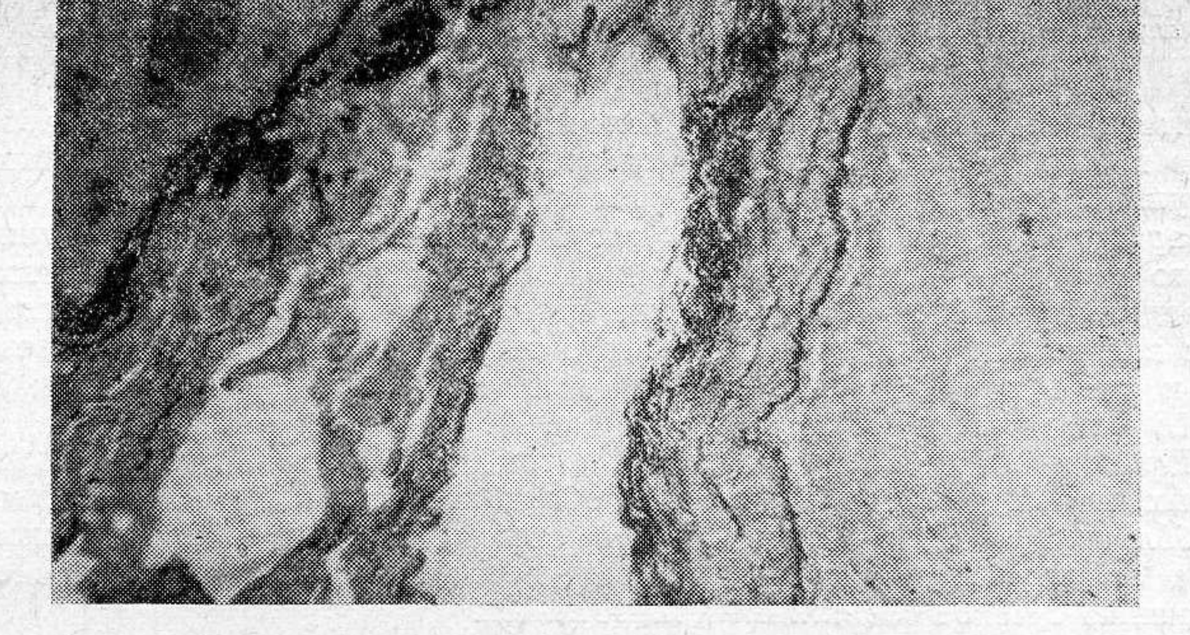


Рис. 7. Стенка долевой ветви легочной артерии полосатой гиены.
Окраска орсеином (микрофото, об. 10, ок. 12,5).

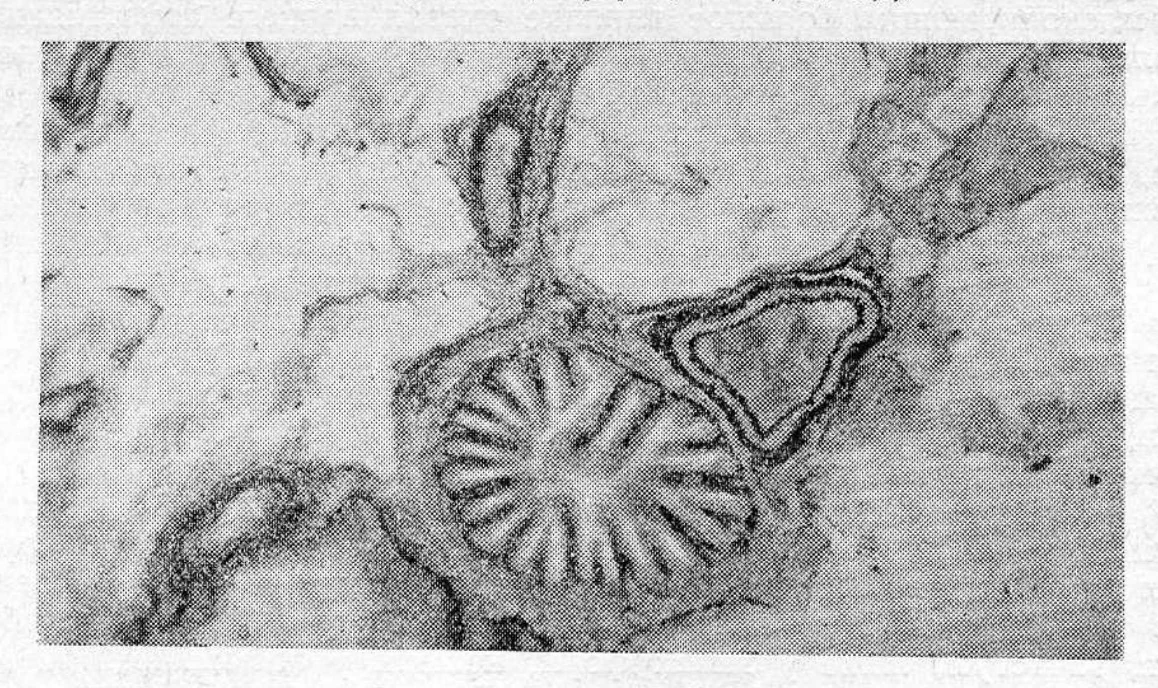


Рис. 8. Артерия легкого бизона.
Окраска орсеином (микрофото, об. 10, ок. 12,5).

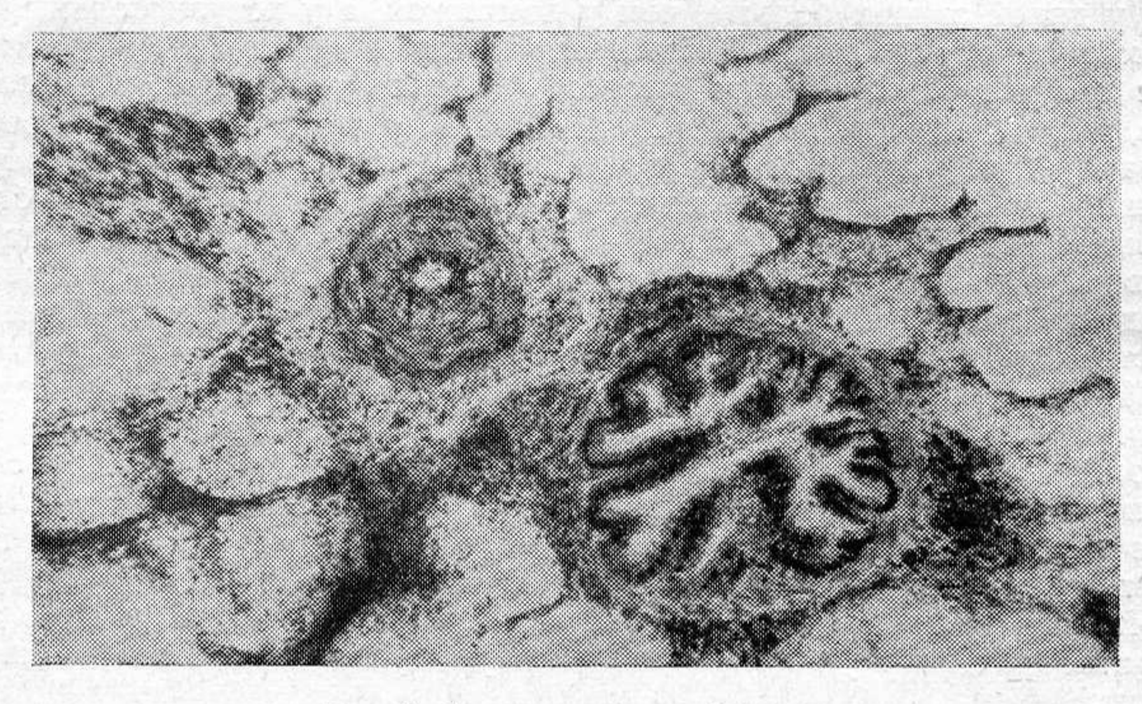


Рис. 9. Артерия легкого буйвола.
Окраска гематоксилин-эозином (микрофото, об. 10, ок. 12,5).

По современным представлениям, при вдыхании воздуха с низким содержанием кислорода у животных наблюдается повышение кровяного давления в легочной артерии (Euler, Lilyestrand, 1946 и др.). Одной из причин повышения кровяного давления в малом круге кровообращения является сужение сосудов легких (Лазарис, Серебровская, 1963).

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что не у всех животных происходит повышение уровней кровяного давления в малом круге кровообращения и изменение в строении сосудов легких при пребывании на больших высотах. Так, подобное явление не наблюдается у ягнят (Reeves и др., 1963). Оно в весьма слабой степени выражено у собак и кошек, в то время как у крупного рогатого скота развивается очень тяжелая легочная гипертония (Grover и др., 1963). Однако данным фактам не дается объяснения.

Это явление можно объяснить, если рассматривать его в свете наших сравнительно-анатомических и функциональных исследований. Напомним, что у собак, кошек и овец сосуды легких имеют большой просвет и тонкую стенку, состоящую из небольшого количества мышечных элементов. При сокращении сосудов легких они могут незначительно менять свой просвет, а следовательно, и объем сосудистого русла. У крупного рогатого скота артерии легких имеют малый просвет и очень толстую стенку, состоящую из многих слоев мышечных волокон. При сокращении сосудов легких значительно уменьшается их просвет, вплоть до критического его закрытия, а следовательно значительно изменяется объем сосудистого русла, что и ведет к повышению уровней кровяного давления. Таким образом, в основе адаптаций млекопитающих к пребыванию на больших высотах лежат анатомические особенности строения сосудов малого круга кровообращения.

Строение сосудов легких у млекопитающих изменяется также на протяжении их онтогенеза. Суть этих изменений сводится к тому, что у животных после рождения происходит значительное расширение просвета легочных артерий и утончение их стенки за счет соединительно-тканных элементов. Подобные изменения способствуют падению сопротивления сосудов малого круга кровообращения (Dankmeijer, 1965). В постнатальном онтогенезе у ряда млекопитающих — домашних кроликов, кошек и лошадей — наблюдается постепенное утолщение стенок артерий легких за счет внутренней и средней оболочек, уменьшение их просвета и частичное замещение мышечных, аргирофильных и эластических элементов сосудистой стенки плотной соединительной тканью (Heidenreich, 1960; Jones, Zook, 1965; Гребенская, 1966; Антипчук, 1966в).

По нашим наблюдениям, у крупного рогатого скота с возрастом также происходят изменения в строении легочных артерий. У молодых животных мелкие артерии легких представлены сосудами мышечного и небольшим количеством мышечно-эластического типов строения с хорошо развитой мышечной оболочкой. С возрастом постепенно уменьшается количество артерий в легких, построенных по мышечно-эластическому типу. Это происходит в связи с утолщением мышечной оболочки легочных артерий и преобразованием сосудов мышечно-эластического типа строения в артерии мышечного типа.

Итак, мы рассмотрели анатомо-функциональные особенности сосудов малого круга кровообращения у некоторых млекопитающих и пресмыкающихся.

Предпринятые нами широкие сравнительно-анатомические сопоставления в пределах двух классов позвоночных показали, что ткане-

вое строение стенок сосудов малого круга кровообращения не зависит от систематического положения животных, поскольку в пределах отрядов, семейств и даже родов имеются виды с различным типом строения сосудов легких.

Чем же можно объяснить наблюдаемое многообразие в строении сосудов малого круга кровообращения у пресмыкающихся и млекопитающих?

В связи с тем, что у пресмыкающихся, как показали наши исследования, трехкамерное сердце полностью обеспечивает разделение потоков артериальной и венозной крови, структурную дифференциацию легочных артерий нельзя объяснить различием в оксигенации протекающей по ним крови.

Мы склонны считать, что в процессе эволюции на формирование структурных особенностей сосудов малого круга кровообращения у наземных позвоночных оказало влияние много факторов. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что большую роль играют такие факторы, как подвижность животных, степень их физической активности, факторы среды и процесс доместикации; из них ведущими, на наш взгляд, являются степень подвижности животных и тесно связанные с ней особенности легочного кровообращения. Об этом свидетельствует то обстоятельство, что более подвижным животным присущ более высокий минутный объем сердца на 1 *кг* их веса. У них же зачастую наблюдаются более низкие уровни кровяного давления в правом желудочке сердца и в легочной артерии, а также более низкое общее сосудистое сопротивление малого круга кровообращения, нежели у менее подвижных животных.

Весьма вероятно, что указанные особенности легочного кровообращения во многом определили структурные особенности легочных артерий. Мы показали, что у более подвижных пресмыкающихся и млекопитающих сосуды системы легочной артерии имеют бо́льший просвет и весьма тонкую стенку, состоящую из большого количества эластических элементов и относительно небольшого количества мышечной ткани по сравнению с животными, ведущими менее подвижный образ жизни.

Подобная дифференциация в строении сосудов легких имеет глубокий смысл. Как известно, от соотношения между толщиной стенки и размером просвета сосудов зависит их растяжимость. Она тем выше, чем тоньше стенка сосуда и больше его просвет (Peterson, 1960). Следовательно, у более подвижных пресмыкающихся и млекопитающих артерии легких с их относительно широким просветом и более тонкой стенкой способны к бо́льшему растяжению, чем у менее подвижных животных.

Как мы видели, у пресмыкающихся и млекопитающих, ведущих более подвижный образ жизни, наблюдается относительная бедность стенок легочных артерий мышечными волокнами, а преобладание в них эластических элементов способствует легкой растяжимости сосудов легких. Напротив, у менее подвижных пресмыкающихся и млекопитающих в стенках легочных артерий преобладают мышечные элементы, отличающиеся меньшей растяжимостью и эластичностью по сравнению с эластическими элементами.

Таким образом, как форма, так и тканевое строение стенок артерий легких у физически более активных пресмыкающихся и млекопитающих создают предпосылки для большей растяжимости сосудов легких и дают возможность вмещать большой объем крови без существенного повышения уровней кровяного давления в малом круге кро-

вообращения. Этим, вероятно, и объясняется тот факт, что у животных, ведущих более активный образ жизни, большому минутному объему не всегда сопутствует повышение уровня кровяного давления в легочной артерии, а, наоборот, у них регистрируются более низкие уровни кровяного давления в малом круге кровообращения, чем у менее подвижных животных.

Известно, что с формой кровеносных сосудов очень тесно связано их сопротивление кровотоку. При всех прочих равных условиях сопротивление кровотоку тем выше, чем меньше просвет сосудов (Савицкий, 1956, 1963; Burton, Patel, 1958; Burton, 1959; Simmons и др., 1959, 1961). Мы отмечали, что у пресмыкающихся и млекопитающих, ведущих менее активный образ жизни, артерии легких имеют меньший просвет. А тот факт, что стенка легочных артерий у них состоит из бо́льшего количества мышечных элементов, создает предпосылки для более активного сужения просвета сосудов. Этим, очевидно, и объясняется то, что у исследованных нами пресмыкающихся и млекопитающих, ведущих менее активный образ жизни, общее сосудистое сопротивление малого круга кровообращения выше, нежели у более подвижных животных.

В заключение мы хотим отметить, что венозная часть малого круга кровообращения у пресмыкающихся и млекопитающих мало изучена. Накопленные на сегодняшний день морфологические и функциональные данные не позволяют нам сделать обобщения о закономерностях строения и функции этого отрезка малого круга кровообращения.

ЛИТЕРАТУРА

Антипчук Ю. П. 1965. Вплив еколого-фізіологічних умов на формування морфологічних ознак артерій малого кола кровообігу у деяких гризунів. Тез. доп. Республ. наук. конф. по біол. основам рац. використ., перетвор. і охорони росл. і твар. світу. Сімферополь.

Его же. 1966а. О строении и функции сердца рептилий. ДАН СССР, сер. биол., **169**, 6.

Его же. 1966б. Морфологические показатели и компенсаторные реакции сосудов сердца и легких в естественных условиях и в эксперименте. Тез. VII Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол. Тбилиси.

Его же. 1966в. О некоторых особенностях онтогенеза сосудов малого круга кровообращения у животных в связи с доместикацией. Тез. докл. межвуз. конф. по индивид. разв. с/х жив. и форм. их продукт. К.

Бердонгаров К. 1961. К биоморфологии кровеносных сосудов. Тр. Алма-Атинск. зоовет. ин-та, 12.

Его же. 1966. К функциональной морфологии кровеносных сосудов млекопитающих. Тез. VII Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол. Тбилиси.

Гребенская Н. И. 1960. О различии в строении сосудов легких у некоторых млекопитающих. Тез. II научн. сесс. Гродненск. мед. ин-та.

Ее же. 1964. Особенности строения кровеносных сосудов и бронхиального дерева легких некоторых млекопитающих. Арх. анат., гистол. и эмбр., **47**, 9.

Ее же. 1966. Возрастные изменения интрапульмональных легочных артерий у кроликов. Арх. анат., гистол. и эмбр., **50**, 2.

Даниленко В. И. 1963. Электрокардиограмма полозов в обычных условиях и при гипоксии. В кн.: «Кислородная недостаточность». К.

Иванова Е. И. 1963. Некоторые адаптивные особенности сердца и легочной сосудистой системы русской выхухоли. Зоол. журн., **42**, 11.

Ковалевский Г. В. 1966. Некоторые особенности морфологии сердца и легких мелких лабораторных животных. ДАН СССР, сер. биол., **168**, 5.

Кузнецова З. М. 1938. Поперечно-полосатые мышцы в стенке легочной вены у белой мыши. Бюлл. эксперим. биол. и мед., **3**, 5.

Лазарис Я. А., Серебровская И. А. 1963. Легочное кровообращение. Медгиз. М.

Савицкий Н. Н. 1956. Некоторые методы исследования и функциональной оценки системы кровообращения. Медгиз. М.

Его же. 1963. Биофизические основы кровообращения и клинические методы изучения гемодинамики. Медгиз. Л.
Alexander A. F., Jensen R. 1963. Pulmonary vascular pathology of high altitude induced pulmonary hypertension in Cattle. Amer. J. Vet. Res., **24**.
Его же. 1965. Normal morphology and pathology of the bovine pulmonary circulation of high altitude. Ann. N. Y. Acad. Sci., **127**.
Best P. V., Heath D. 1961. Interpretation of the appearances of the small pulmonary blood vessels in animals. Circulat. Res., **9**, 2.
Blaisdell K. F. 1950. A study of the biology of the cat lungworm *Aleurostrongylus abstrusus* (Raillet, 1898) Cameron, 1927. Thesis Cornell. Univ.
Burton A. C., Patel D. J. 1958. Effect on pulmonary vascular resistance of inflation of rabbit lung. J. appl. Physiol. **12**, 2.
Его же. 1959. The relation between pressure and flow in the pulmonary bed. Pulmonary circulation. N. Y.— London.
Dankmeijer J. 1965. La structure des petites arteres pulmonaires avant et apres la naissance. Bull. Assoc. anat., 125.
Euler U., Lilyestrand G. 1946. Observations on the pulmonary arterial blood pressure in cat. Acta physiol. scand., 14.
Forabosco A. 1965. Osservazioni preliminari sulla muscolatura delle vene polmonari nel ratto albino. Boll. Soc. ital. biol. sperim., **41**, 5.
Foxon G. E., Griffith J., Price M. 1953. Circulation in *Lacerta viridis*. Nature, **172**.
Foxon G. E. 1955. Problems of the double circulation in vertebrates. Biol. Rev., **30**.
Girgis S. 1960. Anatomical Studies on the Nile Turtle (*Trionyx triunguis* and *Cyclanorbis oligotyles*). Thesis submitt. for the Degree of Ph. D. in the Faculty of Sci., Univ. of London.
Girgis S. 1961. Obsevations on the heart in the family Trionychidae. Bull. Brit. Mus. Nat. History, 8, 2.
Его же. 1964. Studies on the arteries in the common nile turtle. *Trionyx triunguis*. Proc. Zool. Soc. Lond., **142**, 2.
Grover R. F., Reeves J. T. 1962. Experimental induction of pulmonary hypertension in normal steers at high altitude. Med. Thoracic., **19**.
Grover R. F., Reeves J. T., Will D. H., Blount S., Gilbert J. 1963. Pulmonary vasoconstriction in steers at high altitude. J. appl. Physiol., **18**, 3.
Heidenreich J. 1960. Morphologische Studien am Blutkreislauf der Lunge des Pferdes. Zbl. Veterinärmed., **7**, 8.
Hirsch S. 1957. Sur les caracteristiques histologiques des petits vaisseaux pulmonaires. Experientia, **13**, 4.
Jayasinghe J. B., Fernando S. D., Brito-Babapulle L. A. 1963. The appearance of the eletrocardiogram of the heart in the serpent. Ceylon Veterin. J., **11**, 2.
Johnson K. 1965. Cardiovascular dynamics in fishes, amphibians and reptiles. Ann. N. Y. Acad. Sci., **127**.
Jonas T. C., Zook B. C. 1965. Aging changes in the vascular system of animals. Ann. N. Y. Acad. Sci., **127**.
Kaplan H. M., Schwartz C. 1963. Electrocardiography in turtles. Life Sci., 9.
Khalil F., Zaki K. 1964. Distribution of blood in the aortic arches in reptilia. Z. vergl. Physiol., **48**, 6.
Klavins J. V. 1963. Demonstration of striated muscle in the pulmonary viens of the rat. J. Anat., **97**, 2.
March H. 1961. Persistence of a functioning bulbus cordis homoloque in the turtle heart. Amer. J. Physiol., **201**, 6.
Mclaughlin R. F., Tyler W. S., Canada R. O. 1961. A study of the subgross pulmonary anatomy in various mammals. Amer. J. Anat., **108**, 2.
Olcott C. T., Saxton J. A., Nodell W. 1946. Medical hyperplasia in the pulmonary artery of cat. Amer. J. Pathol., 22.
Ottowicz J. 1965. Tetnice zaporowe (artere barrage) w plucach niektorych gatunkow zwierzat laboratoryjnych. Folia morphol., **24**, 1.
Peterson L. 1960. Regulation of blood vessels. Circulat., **21**, 5.
Prakash R. 1952. The radiographic demonstration of the mode of action of the heart of a lizard *Uromastyx hardwickii*. Indian. J. Radiol., 6.
Reeves J., Grover R., Grover E. 1963. Pulmonary circulation and oxygen transport in lambs at high altitude. J. appl. Physiol., **18**.
Renzoni A. 1960. Sur polmone del delfino (*Delphinus delphis*). Arch. zool. ital., **45**.
Rosati P. 1965. Sull'origine dei capillari alveolari nel polmone della cavia. Boll. Soc. ital. biol. sperim., **41**, 13.
Rubarth S. 1940. Lokale hyperplastische Prozesse in der Arteria pulmonalis der Katze. Skand. vet. Tidskrift., **30**.

Scratcherd T., Wright D. E. 1961. Medical hypertrophy and hyperplasia in cat's pulmonary artery. Arch. Pathol., **72**.
Simmons D. H., Linde L. M., Miller J. H., Elleman E. L. 1959. Influence of lung volume on pulmonary hemodynamics. Circulat., **20**, 4.
Simmons D. H., Linde L. M., Miller J. H., O'reilly R. J. 1961. Relation between lung volume and pulmonary vascular resistance. Circulat. Res., **9**, 2.
Simpson G. 1959. Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. Evolution, **13**, 3.
Steggerda E. R., Essex H. E. 1957. Circulation and blood pressure in the great vessels and heart of the turtle (*Chelydra serpentina*). Amer. J. Physiol., **190**.
Tashjian R. J., Das K. M., Palich W. E., Hamlin R. L., Varns D. A. 1965. Studies on cardiovascular disease in the cat. Ann. N. Y. Acad. Sci., **127**.
Vogel J. H., Averill K. H., Pool P. E., Blount S. G. 1963. Experimental pulmonary hypertension in the newborn calf. Circulat. Res., **13**.
White F. N. 1955. Cardiovascular studies in reptiles. Dissert. Abstrs., **15**, 11.
Его же. 1956. Circulation in the reptilian heart (*Caiman sclerops*). Anat. Rec., **125**.
Его же. 1959. Circulation in the reptilian heart (Squamata). Anat. Rec., **135**.
Wilber C. G. 1962. Some circulatory problems in reptilian and amphibians. Ohio. J. Sci., **62**, 3.

Поступила 28.II 1967 г.

ON FACTORS DETERMINING THE STRUCTURE AND FUNCTION OF SMALL CIRCLE VESSELS OF BLOOD CIRCULATION IN SOME TERRESTRIAL VERTEBRATES

Yu. P. Antipchuk

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The peculiarities of the histological structure of the small circle vessel walls of blood circulation in reptiles and mammals do not depend on the systematic position of these vertebrates, because within the narrow systematic units there are animals with different type of pulmonary vessel structure. The structural differentiation of the pulmonary arteries in reptiles cannot be explained by differentiations in blood saturation with oxygen because the blood flows in three-chamber heart are fully separated. The manner of life, degree of physical activity, domestication and peculiarities of pulmonary blood circulation affect the formation of structural peculiarities of the pulmonary vessels in reptiles and mammals in the process of evolution. Changes in the structure of vessel walls in animals ontogenesis appear as a result of animal stay at great altitude and age peculiarities of the development.